Bol. Mus. Nac. hist. Nat. Chile 32: 17-40 1971

COLONIZACIÓN POR ORGANISMOS EDÁFICOS DE TERRITORIOS DESÉRTICOS SOMETIDOS A RIEGO
(Estancia Castilla, Provincia de Atacama, Chile)

FRANCESCO DI CASTRI *
VALERIA VITALI-DI CASTRI *

A B S T R A C T

The fauna of desert soils in the Atacama region (Chile) was studied in natural conditions and after one to six years of irrigation with underground water.

The Invertebrates were extracted from soil samples by means of BERLESE-TULLGREN funnels. Data of density were expressed in individuals per 1000 cc of soil and species diversity (in bits) was calculated according to the BRILLOUIN and the SHANNON index.

In no sample of natural desert true soil animals were found. Irrigated fields, surrounded by extensive desertic lands, are thus representing an "island" that only should be colonized by air (wind and birds) and by man transportation.

Density, number of species and diversity of soil animals are regularly increasing in cultivated fields as the number of years of irrigation increases. The first colonization seems to be performed in stochastic form and the possibility of new species arrival seems to be much greater than the very low number of successful colonizations. The probability of success in the colonization is greater in fields having or having had alfalfa cultivations.

During the first three years of irrigation preferably deep layers of soil are colonized, mainly by saprophagous and phytophagous species of Arthropods. In the following years the predatory species strongly increase and the upper 20-30 cm of soil are populated in a similar way.

The original structural pattern of these soil animal communities is the concurrence of a very low species diversity per sample with a great heterogeneity between samples. Moreover density per sample is excessively low.

Summarizing, probabilities of colonization by soil fauna are directly depending on the "exposition time" of these irrigated fields, on the improvement of soil structure and the increase of nitrogen and organic matter content coming after a leguminous prairie, on the increase of microflora density (particularly soil fungi) and on the previous presence of other animal species allowing the establishment of more advanced trophic levels. The possibility

(*) Instituto de Ecología, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

of successful colonization is restricted by the environmental "resistance", represented in this case by the progressive soil salinization, by the frequency of agricultural interferences (like ploughing) and by the intensity of pesticide applications; this last factor is the major one to increase the extinction rate of new arriving species.

INTRODUCCIÓN

Una gran parte del territorio chileno tiene un clima de características áridas o semiáridas (COMITÉ CHILENO PARA EL ESTUDIO DE LAS ZONAS ARIDAS 1963, DI CASTRI 1968 a, DI CASTRI & HAJEK 1970). Por otro lado, en estas regiones áridas las condiciones térmicas suelen ser favorables y existen suelos potencialmenmente aptos para una explotación agrícola. El factor limitante principal es entonces el agua y, en segundo término, la carencia de substancias orgánicas. Ambos factores pueden ser superados mediante un buen uso de las aguas, sobre todo de las subterráneas que son abundantes en las zonas áridas de Chile, y siguiendo principios de la así llamada agricultura de desierto (EVENARI & KOLLER 1956).

Por lo demás, las regiones áridas constituyen mundialmente una de las mayores "esperanzas" para incrementar las disponibilidades alimenticias de la humanidad. En este sentido, destacamos el Proyecto Mayor sobre Zonas Aridas desarrollado por la UNESCO (WHITE 1960). Sin embargo, cabe admitir que también las decepciones derivadas del uso de los territorios áridos han sido muy numerosas. Estas decepciones se han originado en gran medida por los siguientes inconvenientes: algunos, de tipo económico, derivados del elevado costo que presume la puesta en marcha y el desarrollo de un programa de agricultura de desierto; otros, de naturaleza edáfica, ocasionados por la salinización progresiva y el aumento de la erosión de muchos suelos desérticos después de unos pocos años de prácticas agrícolas.

Desde un punto de vista biológico, la irrigación implica un enorme cambio para los organismos que viven en los suelos desérticos. El tipo de presión selectiva a que están sometidos es totalmente distinto y, por lo general, se llega a una substitución total de la fauna y en parte también de la microflora autóctonas por especies plásticas introducidas.

Ya hemos estudiado en Chile algunos aspectos de la fauna edáfica de terrenos regados, en comparación con aquella de los suelos naturales de la zona correspondiente: en la puna del Norte Grande (DI CASTRI ET AL. 1970 b), en el Norte Chico (COVARRUBIAS ET AL. 1964 y 1970) y en la Zona Central (DI CASTRI 1963, HAJEK ET AL. 1967, DI CASTRI & COVARRUBIAS 1970). El tema ha sido objeto también de dos trabajos de síntesis (DI CASTRI 1966 y 1968 b).

El propósito de la siguiente investigación ha sido considerar las modificaciones producidas por el riego en las comunidades del suelo en una zona anteriormente de desierto absoluto, en que es posible definir con exactitud la historia de los terrenos cultivados desde el momento en que se iniciaron las prácticas de riego con aguas subterráneas. Pueden así seguirse las distintas etapas de la colonización en suelos desérticos, una vez desaparecido por efecto del riego el principal factor limitante.

En cuanto a estudios previos sobre las poblaciones microbianas del suelo en zonas áridas chilenas, citamos los trabajos preliminares de MEDINA (1968) y de FRANZ & MEDINA (1968). Además, deben mencionarse las investigaciones realizadas por la NASA de Estados Unidos (National Aeronautics and Space Admi-

nistration) en el desierto de Atacama (Cameron et al. 1965 y 1966), con el fin de conocer las características de ambientes cuasi abióticos como base para la exploración de ambientes extraterrestres en la Luna y en Marte. Para mayores detalles sobre la ecología microbiana en suelos desérticos, nos remitimos a dos trabajos recientes de Frioni de Santiago & Schaefer (1968) y de Sasson (1967), este último con una muy amplia revisión bibliográfica sobre el tema.

LA ZONA ESTUDIADA

Nuestras investigaciones se realizaron en la Estancia "La Castilla", Departamento de Vallenar, Provincia de Atacama, cuyas coordenadas geográficas aproximadas son las siguientes: 27° 52' de latitud Sur y 70° 37' de longitud Oeste.

El clima de esta área está sintetizado en el diagrama climático de Copiapó (fig. 1), la estación más próxima de la cual tenemos antecedentes climáticos.

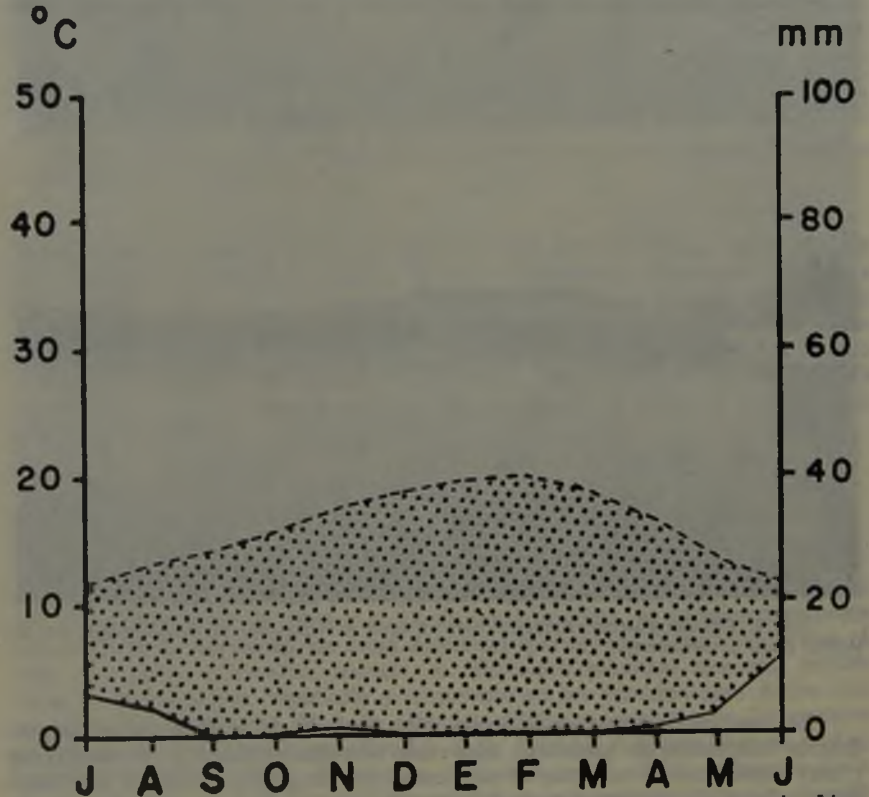


Fig. 1. Diagrama climático de Copiapó. Línea continua: precipitaciones mensuales. Línea de trazos: temperaturas medias mensuales. Punteado: período de aridez. Los meses están ordenados en la abscisa de julio a junio.

Ha sido clasificado por DI CASTRI (1968 a) como un clima mediterráneo perárido, puesto que las precipitaciones se concentran en invierno pero no son suficientes para determinar ningún mes húmedo. Si las condiciones hídricas son muy desfavorables (la precipitación media anual no alcanza a los 30 mm), las temperaturas son por el contrario muy convenientes para el desarrollo de las plantas, no registrándose ni máximas ni mínimas excesivas: en todos los meses las temperaturas medias superan los 10°C, en tanto que la media de las mínimas desciende apenas por debajo de los 5°C (en junio y julio) y la media de las máximas supera muy poco los 30°C (en enero). Se trata entonces de un desierto templado por la cercanía del mar. Estas características costeras permiten también una humedad relativa bastante elevada y constante, cuyas medias fluctúan de un mínimo de 65 a un máximo de 72%. En síntesis, la única limitación climática es la falta de precipitaciones, que determina doce meses anuales de aridez y que condiciona un ecosistema de desierto absoluto.

Los suelos corresponden al gran grupo de suelos aluviales; son profundos, muy arenosos y muy permeables, de coloración pardo-grisácea. Hay abundancia de agua subterránea que se extrae con bombas y se deposita en grandes estanques (fig.2).



Fig. 2. Estancia Castilla. Estanque para el agua de irrigación al borde mismo del desierto. (Foto I. AGUILERA).

La base fundamental de la explotación agrícola de la Estancia es la producción tempranera de hortalizas, tales como porotitos verdes (fig. 3), alcachofas y muy especialmente tomates; el alto costo que se puede conseguir por estos últimos fuera de la época normal de producción en la zona central, permite afrontar con creces los gastos elevados de transporte a los centros de consumo. Otro rubro de gran importancia es la fruta cítrica, en particular los limones



Fig. 3. Estancia Castilla. Cultivo regado de porotitos verdes. A la derecha, bosquecillo de *Eucalyptus*. (Foto I. AGUILERA).

que ocupan una buena parte de los terrenos cultivados. De menor extensión son las viñas y las siembras de maíz y de trigo. Destacamos finalmente otros tres tipos de actividad, por la importancia indirecta que ellos tienen: las praderas de alfalfa, que entran en distintos tipos de rotaciones aquí aplicadas, las plantaciones de *Eucalyptus* para disponer localmente de madera y también como fuente de sombra, y los criaderos de gallinas, cuyo papel es básicamente la producción de abono para las plantaciones frutales y la venta de huevos a los centros más cercanos.

MATERIAL Y MÉTODOS DE TRABAJO

En la Estancia "La Castilla" realizamos muestreos en tres oportunidades. El 27 de septiembre de 1964 y el 18 de junio de 1965, se extrajeron muestras cuantitativas de tierras en las áreas desérticas que rodean la Estancia y que no han sido nunca cultivadas; además, se efectuaron muestras manuales cualitativas de fauna epigea, lapidícola y corticícola en las inmediaciones de los bosquecillos de *Eucalyptus*. El 4 de enero de 1965, se recolectaron 21 muestras cuantitativas de los terrenos cultivados de la Estancia, correspondientes a plantaciones de limones, vid y *Eucalyptus*, y a siembras de alfalfa, tomates y maíz. Se tuvo cuidado de que fueran representados en este muestreo terrenos con distintos años de explotación desde el comienzo de la puesta a cultivo mediante irrigación, y también que hubiese una proporción equivalente de muestras de

terrenos que tuvieron y que no tuvieron alfalfa durante las rotaciones a que fueron sometidos.

Todas las muestras cuantitativas de suelo se tomaron en tres capas desde la superficie hacia la profundidad: la I de 0 a 5 cm, la II de 5 a 15 cm, y la III de 15 a 30 cm.

La mayor parte de las muestras de terrenos cultivados fue recolectada por el Dr. FERNANDO BASTIDAS de Vallenar, a quien agradecemos muy sinceramente.

Las muestras de tierra fueron despachadas por avión a nuestros laboratorios. Para la extracción de los Invertebrados aerobiontes, se colocaron en aparatos de BERLESE-TULLGREN muestras de 250 cc, cuyo peso en tierra húmeda variaba de 300 a 400 gramos.

Los datos sobre densidad se expresan en número de individuos por 1000 cc de tierra. La diversidad específica se calculó de acuerdo a los índices de BRILLOUIN y de SHANNON, ya aplicados en Chile (DI CASTRI ET AL. 1964). Para estos cálculos fue de gran ayuda el empleo de las tablas de LLOYD ET AL. (1968).

El recuento de la mayoría de los animales fue realizado por la Técnica Laborante Sra. PATRICIA MUÑOZ de la Universidad de Chile de Santiago, y los cálculos de diversidad fueron efectuados por el Técnico Laborante Sr. OSCAR LOPETEGUI de la Universidad Austral de Valdivia; a ambos van también nuestros agradecimientos.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Todos los suelos naturales analizados, que no fueron nunca cultivados ni regados, resultaron azoicos en cuanto a la fauna de Invertebrados edáficos. Esta carencia absoluta de animales se refiere solamente a aquellos propiamente del suelo, que pueden extraerse mediante embudos de BERLESE-TULLGREN, pues en superficie se visualizó la presencia por lo menos de Coleópteros Tenebriónidos. El hecho de que estos suelos desérticos no sean aparentemente colonizables por una fauna edáfica, se debe al escasísimo contenido de agua (en general inferior al 0,5%), a la carencia de substancia orgánica y a la textura muy arenosa.

Los terrenos cultivados regados constituyen de esta manera una "isla" por colonizar, muy separada de las otras áreas en que una fauna edáfica existe. Los únicos medios posibles de transporte, para estos organismos de dispersión pasiva, son el hombre (introducción de plantas de almácigo con tierra alrededor de las raíces, siembra de semillas no desinfectadas, etc.), el viento y las aves (tierra adherida a las patas). Consideramos que la introducción indirecta por el hombre ha sido netamente el factor más importante. Por otra parte, debe excluirse la colonización por continuidad y el transporte por las aguas, debido a la ausencia de aguas superficiales. Todo esto configura un tipo de colonización y de transporte con muchas coincidencias con lo que ocurriría en la primera colonización de una pequeña isla azoica.

Los puntos anteriores se refieren a las posibilidades de llegada de especies edáficas a estos terrenos cultivados. En cuanto a las posibilidades de éxito en la colonización, éstas dependen de las características mismas de estos suelos y del tipo de manejo agropecuario. Analizaremos entonces, en primer término, cuál ha sido el sentido de los cambios en estos terrenos en relación a los naturales de la misma zona.

Los cambios que consideramos positivos para el establecimiento de una

fauna edáfica son fundamentalmente tres: el mayor contenido de agua en los suelos, bastante variable en relación al tiempo transcurrido desde la irrigación, pero casi siempre superior al 5% (en promedio, unas 20-30 veces más elevado que en los suelos naturales); la mayor cantidad de substancia orgánica por la introducción de desechos vegetales, abonos, etc.; el microclima más constante por el papel de filtro ambiental desempeñado por la vegetación superior (plantaciones, siembras, etc.).

Por el contrario, acciones de tipo negativo sobre la fauna del suelo son las interferencias físicas y químicas, derivadas directa o indirectamente de las actividades del hombre. Las interferencias físicas (araduras, irrigación, etc.) llevan a una ruptura de la estructura incipiente de estos suelos, por los procesos de mezcla y de homogeneización. Mucho más importante nos parecen las interferencias químicas. En primer término, la introducción masiva de pesticidas a través de fumigaciones repetidas para contrarrestar las plagas de insectos y de nemátodos de las plantaciones y de los cultivos. En segundo término, pero de efectos más permanentes, la salinización progresiva de los suelos. Por ejemplo, en plantaciones de *Eucalyptus* de unos 9 años, la capa superficial de sales era tan dura y resistente que impedía la penetración de la pala para la extracción de muestras. En los terrenos sometidos a muy fuerte irrigación, como los con viña y maíz, había precipitación de sales a mayor profundidad, observándose una capa igualmente dura a los 30-35 cm de profundidad.

Con estos alcances previos, pasamos a discutir ahora los resultados cuantitativos obtenidos en los terrenos cultivados. La fig. 4 consigna el número promedio de individuos en 1000 cc de tierra, en muestras de terrenos con número progresivo de años de riego, desde uno a seis. En los primeros tres años no hay variaciones en la densidad (2,7 individuos por 1000 cc), pero después la densidad aumenta paulatinamente hasta alcanzar a los seis años un promedio de

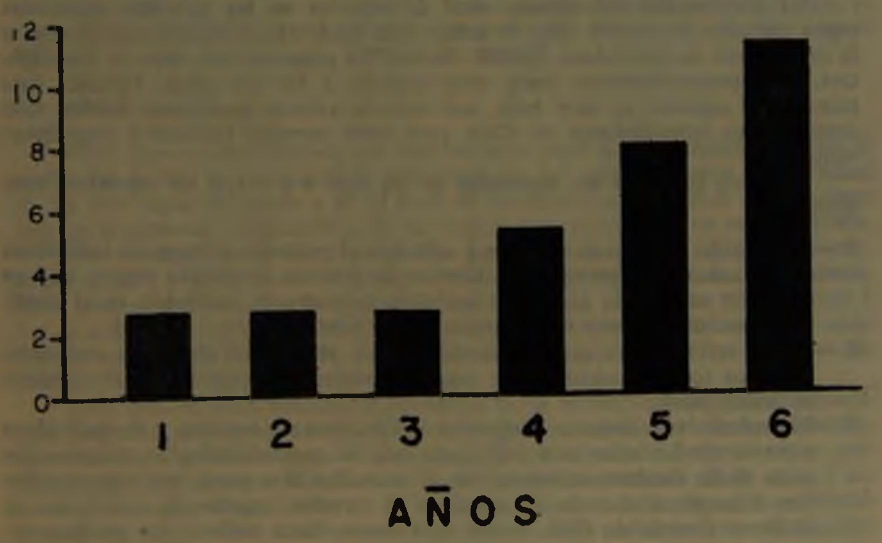


Fig. 4. Densidad media (número de individuos en 1000 cc de suelo) en los terrenos de 1 a 6 años de riego.

11.3 individuos. El máximo alcanzado en una muestra es de 36 individuos por 1000 cc. Nuestra primera conclusión es destacar el bajísimo número de individuos en estos suelos, inferior a todos los terrenos cultivados analizados hasta ahora, inferior incluso a suelos erosionados del Norte Chico (COVARRUBIAS ET AL. 1964) y a semidesiertos de cactáceas del Norte Grande (DI CASTRI ET AL. 1970 b).

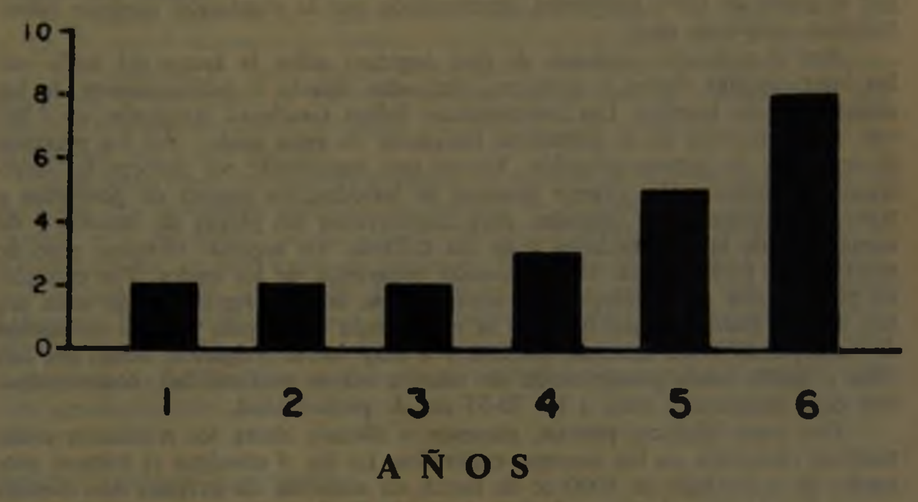


Fig. 5. Número de especies en los terrenos de 1 a 6 años de riego.

La distribución del número total de especies en las muestras repartidas según los años de cultivo (fig. 5) señala una tendencia absolutamente similar a la del número de individuos. Estable durante los primeros tres años en dos especies, sube progresivamente hasta ocho especies a los seis años. También este número de especies es muy bajo, aun cuando valores semejantes habían sido comprobados anteriormente en Chile para otros terrenos cultivados muy intervenidos.

Podemos sintetizar los resultados de las figs. 4 y 5 con las siguientes conclusiones:

1.—El pequeño número de especies y aún más el pequeño número de individuos por muestra configuran una situación de pobreza faunística mayor que en cualquier otro suelo (salvo los azoicos), previamente analizado en el continente sudamericano y en la Antártida (DI CASTRI ET AL. 1970 a).

2.—No se verifica para estas comunidades tan simples el efecto de ambientes extremos (contraposición entre pequeño número de especies y alto número de individuos).

3.—El aumento regularmente progresivo del número de especies y de individuos a través de los años está indicando que las posibilidades de colonización están dadas fundamentalmente por el azar. Por otra parte, por comparación con otras situaciones de colonización de terrenos regados ya estudiadas en el Norte Grande de Chile (cerca de Calama, datos todavía por publicarse), parece que las posibilidades de colonización efectiva son aquí muy inferiores a las posibilidades de llegada.

Para reconocer si hay cierta selectividad en el éxito de la colonización, se ha comparado el número de individuos por muestra en los potreros que tienen o que han tenido alfalfa, respecto a aquellos en que nunca se estableció una pradera de estas leguminosas. La fig. 6 muestra que el número de individuos en los terrenos que han tenido alfalfa es más del doble que en los otros. Esto estaría señalando la oportunidad de que exista una fase de praderas de leguminosas en los ciclos de rotación de los terrenos desérticos regados, por el aporte de nitrógeno al suelo que esto significa y también probablemente por el mejoramiento de las condiciones de estructura y de porosidad del suelo después de este tipo de cultivo.

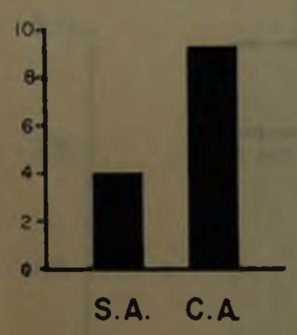


Fig. 6. Densidad media (número de individuos en 1000 cc de suelo) en los terrenos que no tuvieron (S.A.) y que tuvieron (C.A.) cultivos de alfalfa.

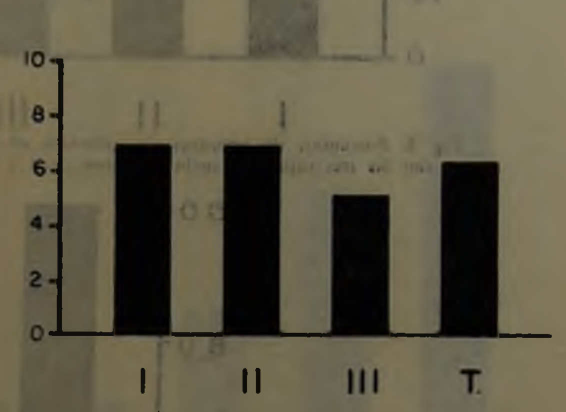


Fig. 7. Densidad media (número de individuos en 1000 cc) en tres capas del suelo (I, II, III) y en el total de las muestras.

Otro aspecto cuantitativo que analizaremos aquí es la estratificación en el suelo. De la fig. 7, en que están representados los valores medios de densidad en las tres capas del suelo y en el total de las muestras, parecería desprenderse que los fenómenos de estratificación no fueran muy acentuados en estos terrenos.

Sin embargo, estos datos promedios pueden llevar a confusión. En efecto, si las capas I y II aparecen en la fig. 7 con las mayores densidades, debe destacarse que, al comparar las tres capas de cada muestra, sólo en un caso la capa I fue la más rica (con la densidad máxima de 36 individuos) y en todos los otros fue la más pobre. En cambio, en el 50% de los casos fueron las muestras de la capa II las de mayor densidad.

Otro criterio para analizar el problema de la estratificación, probablemente más indicado en estos ambientes de densidades tan bajas, es el de la presencia-ausencia. La fig. 8 consigna el porcentaje de muestras de las tres capas que resultaron sin animales. Mientras en un 43% de las muestras de la capa I no se obtuvo ningún animal, sólo un 14% de las muestras de la capa III evidenció ausencia total de ellos. Aún más, en los terrenos más recientemente colonizados (uno a tres años de cultivo), la capa I fue siempre azoica, la II lo fue en un 66% de los casos, mientras la III mostró siempre presencia de animales (fig. 9).

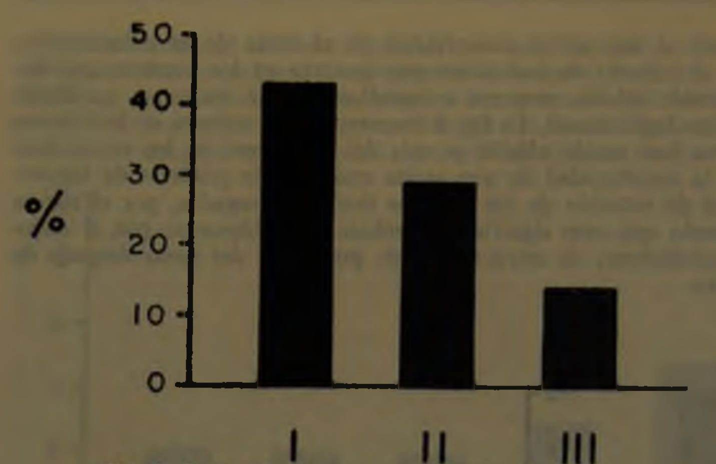


Fig. 8. Porcentaje de muestras sin animales, en correspondencia con las tres capas del suelo (terrenos de 1 a 6 años de riego).

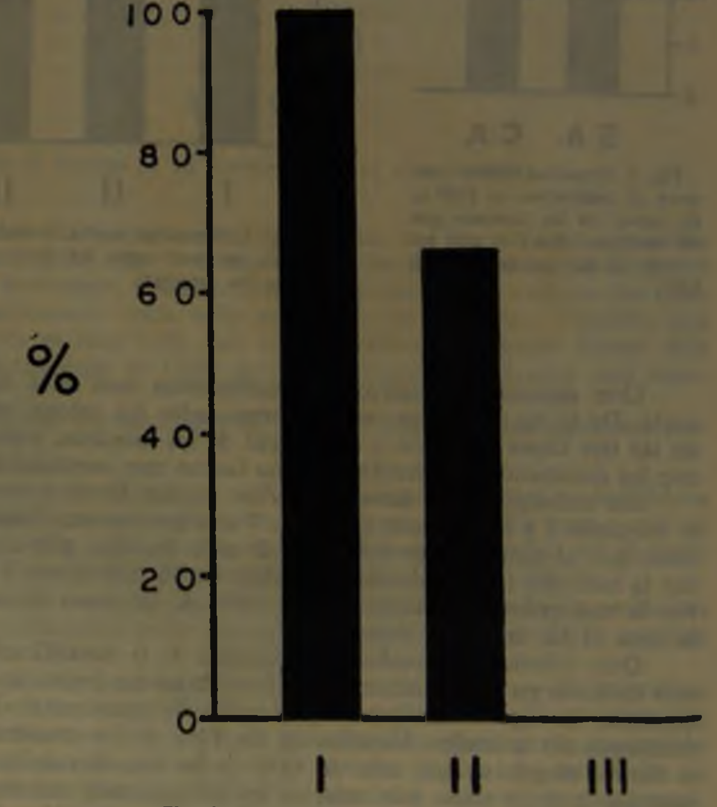


Fig. 9. Porcentaje de muestras sin animales, en correspondencia con las tres capas del suelo (terrenos de 1 a 3 años de riego).

Aparentemente, la primera colonización de estos suelos por Invertebrados aerobiontes se establece en profundidad, donde el contenido de agua es más alto y la penetración de los pesticidas es menor, sin haber por otra parte problemas asfícticos por la buena permeabilidad y aeración del suelo.

Hemos estimado de interés analizar estos resultados cuantitativos también en términos de diversidad específica, calculada en bits de acuerdo a los índices de SHANNON y de BRILLOUIN, aplicados intensamente en Chile desde 1964 (DI CASTRI ET AL. 1964, DI CASTRI & ASTUDILLO 1966) para estudiar problemas de estructura comunitaria. Por razones que explicaremos más adelante, casi todos los gráficos que se refieren a datos de diversidad específica han sido confeccionados a base de los resultados del índice de Brillouin.

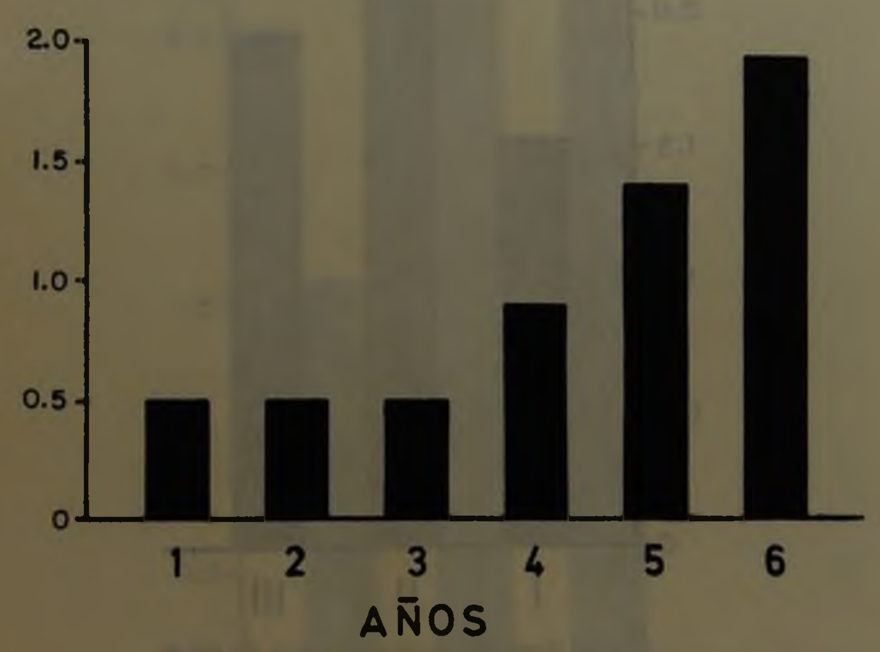


Fig. 10. Diversidad específica (en bits de acuerdo al índice de BRILLOUIN) en los terrenos de 1 a 6 años de riego.

En algunos aspectos, no hay diferencias con las interpretaciones ya consignadas a propósito del número de especies y de individuos. La fig. 10 muestra que la diversidad específica va aumentando progresivamente con el número de años de irrigación. El tipo de aumento es muy parecido a aquel ya evidenciado para el número de especies y de individuos. Sin embargo, es importante destacar un hecho significativo: la diversidad no es tan baja, comparativamente a otras comunidades ya analizadas, como podría haberlo hecho presumir el bajísimo número de especies. Esta diversidad relativamente más alta se debe a que la abundancia relativa de las distintas especies es muy homogénea; no hay especies dominantes.

La diversidad acumulada (Pielou 1966) por capa de suelo, en los tres estratos I, II y III ya mencionados, confirma también que la capa I es la más simple, fenómeno ya destacado con anterioridad y que constituye una de las originalidades de estas comunidades (fig. 11).

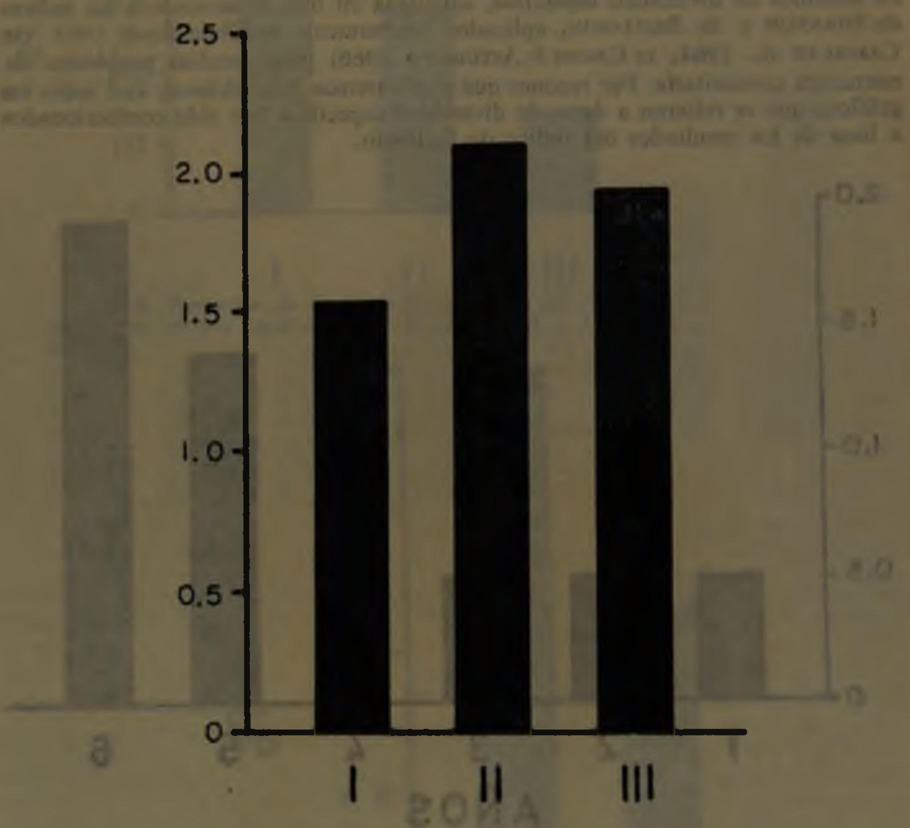


Fig. 11. Diversidad específica acumulada (en bits de acuerdo al índice de Brillouin) del conjunto de muestras correspondientes a cada capa de suelo.

También hemos calculado la diversidad acumulada para el conjunto de las muestras de terrenos con uno a tres años de irrigación, para aquellos con cuatro a seis años y para la totalidad de las muestras (uno a seis años). Estos resultados se presentan en la fig. 12. La diversidad del último período es mucho más elevada que la del primero y se acerca sensiblemente a la diversidad total. Considerando también los resultados anteriores, según los cuales casi todos los parámetros analizados muestran características distintas a partir del cuarto año, podría avanzarse la hipótesis que los primeros tres años constituyan un lapso crítico para que la colonización pueda afianzarse.

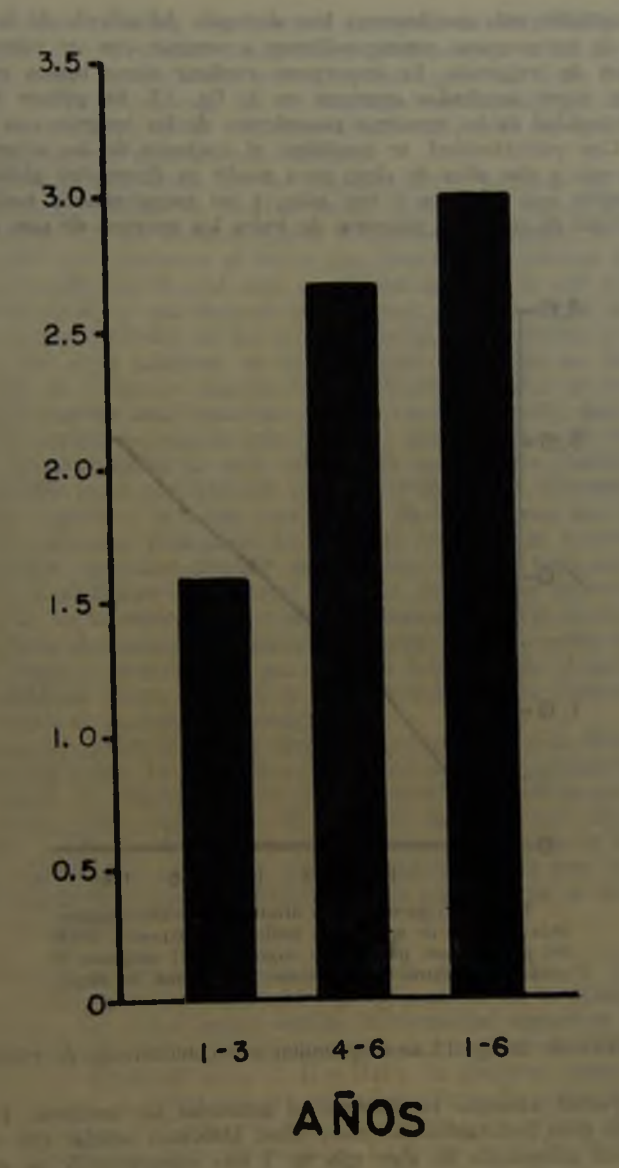


Fig. 12. Diversidad específica acumulada (en bits de acuerdo al índice de BRILLOUIN) del conjunto de los terrenos con 1 a 3 años de riego, de aquellos con 4 a 6 años de riego y del total de las muestras (1 a 6 años de riego).

Los resultados más concluyentes han derivado del cálculo de la diversidad acumulada de las muestras correspondientes a terrenos con un número progresivo de años de irrigación. Es importante explicar cómo hemos procedido a este cálculo, cuyos resultados aparecen en la fig. 13. En primer término, se midió la diversidad de las muestras procedentes de los terrenos con un año de irrigación. Con posterioridad, se consideró al conjunto de las muestras de terrenos con uno y dos años de riego para medir su diversidad global, después de las muestras con uno, dos y tres años, y así sucesivamente hasta terminar con el conjunto de todas las muestras de todos los terrenos de uno a seis años de cultivo.

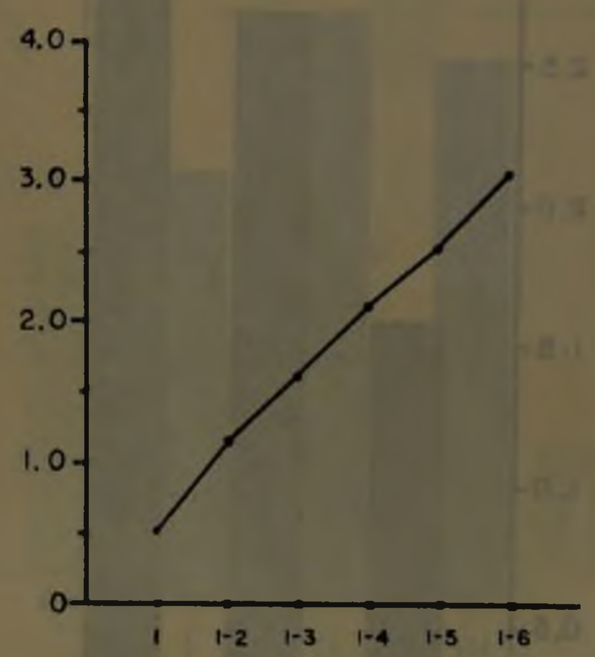


Fig. 13. Progresión de la diversidad específica acumulada (en bits de acuerdo al índice de BRILLOUIN) desde los terrenos con un año de riego hasta el conjunto de todas las muestras (terrenos con 1 a 6 años de riego).

Del análisis de la fig. 13 se desprenden tres conclusiones de interés:

1.—La diversidad aumenta fuertemente al acumular las muestras, lo que implica una gran heterogeneidad entre ellas. Debemos señalar que una diversidad total acumulada de algo más de 3 bits correspondió, en otras situaciones estudiadas anteriormente por nosotros, a la acumulación de muestras que individualmente tuvieran un promedio de diversidad cercano o superior a los 2 bits; no es éste el caso actual, pues ninguna muestra alcanzó individualmente esta cifra y la mayor parte de ellas estuvo por debajo de 1 bit. En estas comunidades, se comprueba así la simultaneidad de una baja

diversidad por muestra, lo que revela un estado de simplicidad estructural, junto con una diversidad acumulativa relativamente alta, lo que indica un bajo grado de afinidad y una gran heterogeneidad entre las muestras. Es éste un hecho original, que no habíamos evidenciado en ninguna otra situación ecológica, menos aún en terrenos cultivados en que la afinidad entre las muestras suele ser muy elevada.

2.—La diversidad acumulada en los años sucesivos aumenta en forma muy regular, prácticamente en función lineal del tiempo transcurrido desde el momento en que los terrenos fueron sometidos a irrigación. El "tiempo de exposición" sería entonces el factor que determina el número de éxitos en la colonización, con lo cual debe presumirse que ésta se está realizando en forma estocástica y que depende sólo en muy pequeña escala de una eventual mayor receptividad de los suelos a medida que aumenta el período de cultivo. En otras palabras, no habría mayor diversidad en los suelos de seis años de irrigación porque las condiciones edáficas se hayan vuelto significativamente más favorables para la fauna del suelo, sino fundamentalmente porque ha pasado más tiempo y por lo tanto más especies han tenido la oportunidad de caer sobre estos suelos. Esta conclusión podría interpretarse como parcialmente en desacuerdo con lo afirmado con anterioridad respecto a la mayor receptividad de los terrenos que tuvieron alfalfa. Es necesario jerarquizar los distintos factores que intervienen en la colonización; podemos concluir que, en esta primera fase aquí estudiada (1-6 años), el tiempo es el factor primario, mientras el mejoramiento progresivo de las condiciones del suelo y la presencia previa de otros animales son factores claramente secundarios. Es posible que este orden de jerarquías pueda llegar a invertirse en una segunda fase, cuando el suelo adquiera una estructura menos esquelética y las comunicaciones biocenóticas entre las especies se vuelvan más estrechas.

3.—Este aumento progresivo de la diversidad acumulada no ha llegado todavía a la estabilización. Es difícil interpretar este resultado predictivamente. Podría ocurrir un ulterior aumento de la diversidad a medida que transcurra más tiempo, pero nos parece tal vez más probable que algunas de las especies ya establecidas tiendan en el futuro a difundirse en todos los terrenos cultivados y a volverse más dominantes, con lo cual la diversidad global podría disminuir estabilizándose a un nivel inferior al alcanzado hasta este momento.

Un último problema que queremos discutir a propósito de la diversidad específica es de tipo metodológico. La fig. 14 presenta en la abscisa todas las situaciones para las cuales hemos medido la diversidad específica en este trabajo; en algunos casos se trata de muestras simples, en otros casos de diversidad acumulada en las diferentes capas (I, II y III) o en distintos conjuntos de años. El ordenamiento es de menor a mayor según los valores del índice de BRILLOUIN, que están unidos en la figura por trazos continuos; los valores del índice de SHANNON aparecen con trazos discontinuos. La secuencia de los resultados según el índice de SHANNON no es estrictamente la misma realizada de acuerdo al índice de BRILLOUIN, pero de todas maneras los valores de estos dos índices están muy altamente correlacionados, hecho ya demostrado con anterioridad (DI CASTRI ET AL. 1964). Parecería entonces indiferente utilizar uno u otro índice con el fin de efectuar comparaciones simples entre muestras. Esto a pesar de las obje-

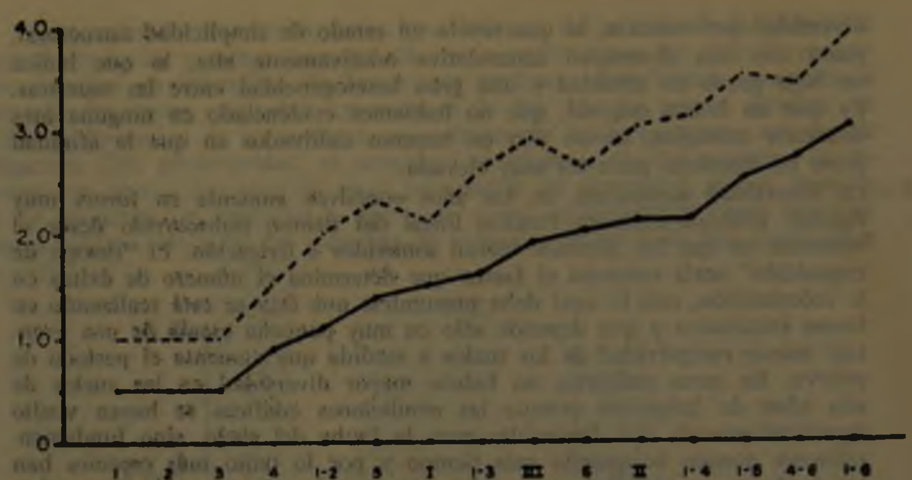


Fig. 14. Valores de diversidad específica calculados de acuerdo al índice de BRILLOUIN (línea continua) y de SHANNON (línea de trazos). En abscisa: muestras de todos los terrenos y conjuntos acumulados de años o de capas.

ciones teóricas, muy atendibles, formuladas al respecto por PIELOU (1966). A la misma conclusión sobre la posibilidad de escoger cualquiera de estos dos índices llegó también CANCELA DA FONSECA (1966).

Sin embargo, los resultados de esta investigación nos inducen a modificar en parte nuestros planteamientos anteriores. En primer término, aun cuando siempre el índice de SHANNON tiende a dar cifras más altas, las diferencias son aquí demasiado acentuadas: en las muestras más simples la diversidad según SHANNON dobla los resultados del índice de BRILLOUIN, otras veces la diferencia supera 1 bit. Además, nos parece que los datos derivados del índice de Brillouin se ajustan realmente mucho más a esta situación biológica, pues están influidos por el número de individuos (bajísimo en este caso), además que por el número de especies y su abundancia relativa. En cambio el índice de SHANNON, que está afectado solamente por el número de especies y por la distribución proporcional de ellas (muy homogénea en este caso), arroja valores demasiado altos para estas comunidades objetivamente simples e inmaduras; estos valores no se compadecerían con los resultados obtenidos hasta el momento para las comunidades del suelo de otras zonas chilenas. Así, estimamos oportuno recomendar la aplicación en zoología del suelo del índice de BRILLOUIN, aun cuando en muestras suficientemente grandes no haya muchas diferencias entre los dos índices. Por lo demás, el uso de las tablas de LLOYD ET AL. (1968) ha facilitado muchísimo el cálculo del índice de Brillouin.

En síntesis, la original estructura de estas comunidades del suelo, de la cual no tenemos ejemplos en todas las otras prospecciones realizadas en América Latina en los últimos diez años, se manifiesta por la excesiva pobreza en número de individuos y de especies, por la distribución al azar de los individuos, por la estratificación invertida con máximas posibilidades de colonización en profundidad, por la baja diversidad específica de cada muestra pero por la elevada heterogeneidad intermuestras. Esta estructura puede deberse a las siguientes causas:

1.—Estado muy juvenil de estos sistemas, derivados recientemente desde suelos desérticos esqueléticos, prácticamente azoicos.
2.—Difícil colonización por el aislamiento y las condiciones extremas de estos ambientes.
3.—Exceso de interferencias por las acciones del hombre, en particular la alta frecuencia de fumigaciones de pesticidas.

A pesar de ésto, el aumento progresivo del número de especies y de la diversidad muestra que también en situaciones tan desfavorables puede haber un pequeño avance sucesional.

Dentro del manejo de los terrenos regados en zona árida, hay un círculo vicioso de muy difícil solución, pero que es importante tener presente para tratar de aplicar una estrategia balanceada. Por una parte, la simplicidad y la falta de estabilidad de estos sistemas los hace propensos a la insurgencia de plagas de insectos y de nemátodos, lo que induce al uso masivo de pesticidas. Pero, por otra parte, el empleo constante y la persistencia de los efectos de estos pesticidas mantiene el sistema en un estado de simplicidad extrema e impide que pueda avanzar hacia una progresiva estabilidad. El caso más conocido en Chile de este tipo de problema circular se ha comprobado en el oasis de Pica (Provincia de Tarapacá), en que año tras año se intensifica y se diversifica la acción química antipesticida, sin que las plagas lleguen a ser controladas en forma definitiva. Es probable que solamente la puesta en marcha de un programa de lucha integrada contra las plagas, biológica y química a la vez, pueda romper estos círculos viciosos.

En la parte final de este trabajo nos abocaremos a un somero análisis de los grupos animales encontrados. El Cuadro 1 muestra la distribución porcen-

CUADRO 1

Abundancia relativa de individuos y de especies en las muestras cuantitativas

Grupo zoológico	% individuos	% especies
Nematoda *	3.03	5.26
Lumbricidae	3.03	5.26
Enchytraeidae	3.03	5.26
Gamasides	12.12	5.26
Prostigmata	30.30	26.30
Tarsonemini	6.06	5.26
Oribatei	12.12	21.04
Acaridiae	15.15	5.26
Poduromorpha	6.06	5.26
Thysanoptera	3.03	5.26
Homoptera	3.03	5.26
Diptera	3.03	5.26
TOTAL	99.99	99.94

* El método de extracción empleado no es el adecuado para este grupo. Su abundancia real es muy superior.

tual de los grupos en cuanto a número de individuos y de especies; se refiere únicamente a las muestras cuantitativas, en las cuales el número total de especies fue sólo de 19.

Los Acaros son muy dominantes, manteniendo el primer lugar los Prostigmata tanto en porcentaje de individuos como de especies. En cambio, los Collembola (representados aquí únicamente por Poduromorpha) son muy escasos. Esta abundancia de Prostigmata, acompañada por la escasez de Poduromorpha, indica que en estos suelos regados se mantienen todavía condiciones bastante xerófilas, probablemente debido a su gran permeabilidad.

Esta situación es totalmente distinta a la encontrada previamente en otros terrenos regados de las zonas áridas chilenas, en que los Acaridiae o bien los Poduromorpha constituyen los grupos dominantes.

En las recolecciones cualitativas, realizadas en los bosquecillos de *Eucalyptus* más desarrollados, se recolectaron diez especies en una ocasión y doce especies en la otra, en su mayoría epigeas; no se pretendió de ninguna manera llevar a cabo un catastro completo. Así, además de las 19 especies ya mencionadas, hemos reconocido en la Estancia La Castilla una especie de Isopoda, 1 de Diplopoda, 6 de Araneida, 1 de Collembola Entomobryomorpha, 1 de Aphidioidea, 1 de Psocoptera, 1 de Orthoptera, 3 de Hymenoptera de las cuales 2 de Formicidae, 1 de Lepidoptera, 1 de Diptera y 2 de Coleoptera. Esto da un total de 38 especies de Invertebrados, número probablemente bastante inferior a la existencia efectiva. Además, fue comprobada la presencia de otras especies de nemátodos del suelo, que por lo demás constituyen una de las plagas más importantes de estos cultivos.

A pesar de que no se ha completado todavía la identificación de todas estas especies, puede adelantarse que la mayor parte de ellas es de amplia distribución, por lo general cosmopolita.

Partiendo del análisis de estos datos cualitativos, nos ha parecido importante tratar de contestar las siguientes dos cuestiones:

1.—¿Cómo varía en el curso de los años sucesivos de irrigación la proporción entre las especies saprófagas, fitófagas y depredadoras?
2.—¿La colonización de los terrenos más recientemente regados se sigue haciendo por la llegada de nuevas especies desde territorios lejanos, o bien por el paso progresivo de especies desde los terrenos con más años de irrigación?

La primera pregunta está contestada en las figs. 15 y 16, en las que se presenta respectivamente el número de especies y la proporción porcentual de ellas en los terrenos de los primeros 1-3 años y en aquellos con 4-6 años de irrigación. En la categoría de especies saprófagas, se han incluido probablemente algunas micetófagas. El hecho más llamativo, junto con el manifiesto aumento del número total de especies ya discutido con anterioridad, es el fuerte incremento del número y de la proporción de depredadores, en tanto que los fitófagos disminuyen. Es evidente que el éxito en la colonización de las especies depredadoras está condicionado a la existencia previa o contemporánea de especies presas (saprófagos y fitófagos). Es favorable este aumento de depredadores en los terrenos más antiguamente regados, pues está indicando la emergencia en estas comunidades de algún mecanismo de autorregulación.

La segunda pregunta es más difícil de contestar en forma definitiva; aparentemente habría muy poca migración de especies desde los terrenos más anti-

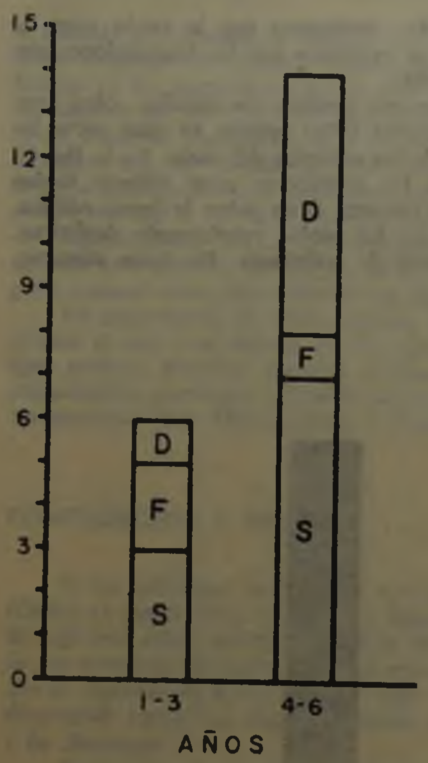


Fig. 15. Número de especies saprófagas (S), fitófagas (F) y depredadoras (D) en los terrenos del primer período de colonización (1 a 3 años de riego) y del segundo período (4 a 6 años de riego).

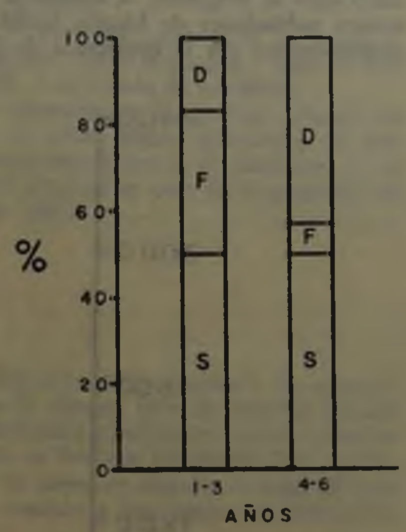


Fig. 16. Abundancia relativa en porcentaje de especies saprófagas (S), fitófagas (F) y depredadoras (D) en los terrenos del primer período de colonización (1 a 3 años de riego) y del segundo período (4 a 6 años de riego).

guamente colonizados hacia aquellos puestos recientemente en cultivo. En efecto, de las 19 especies consideradas en el Cuadro 1, sólo tres están presentes en terrenos correspondientes a más de una categoría en cuanto a número de años de irrigación: la especie de Poduromorpha en los terrenos de cinco y seis años, la especie de Gamasides en los de cuatro y cinco años y la especie de Acaridiae en aquellos de uno y seis años. Así, solamente esta última especie podría haber llegado a los nuevos terrenos regados desde los más antiguos.

Además, casi todas las especies están presentes sólo en una muestra, siendo la especie de mayor distribución la de Acaridiae, que ha sido encontrada en tres muestras de terrenos de seis años de irrigación y en una de terrenos de un año. Por lo tanto, la afinidad entre las muestras es extremadamente baja; este fenómeno, ya vislumbrado en la discusión sobre la diversidad acumulativa, hace pensar en comunidades en que las poblaciones se distribuyen al azar a causa del fuerte efecto de homogeneización derivado de las interferencias agrícolas

(araduras, riegos, pesticidas). En particular, estimamos que la razón entre el número de especies que llegan y las que se extinguen por las fumigaciones con pesticidas debe ser extremadamente elevada.

Una última acotación es para destacar que también los estudios sobre hongos del suelo en la Estancia Castilla (MEDINA 1968) apoyan en gran parte las conclusiones ya consignadas a propósito de los animales del suelo. En la fig. 17 se comparan los terrenos naturales con los cultivados; estos últimos tenían cinco años de irrigación. A diferencia de nuestros datos sobre la fauna edáfica, existen poblaciones de hongos también en los suelos propiamente desérticos, probablemente por la ocurrencia de formas de resistencia. De todas maneras,

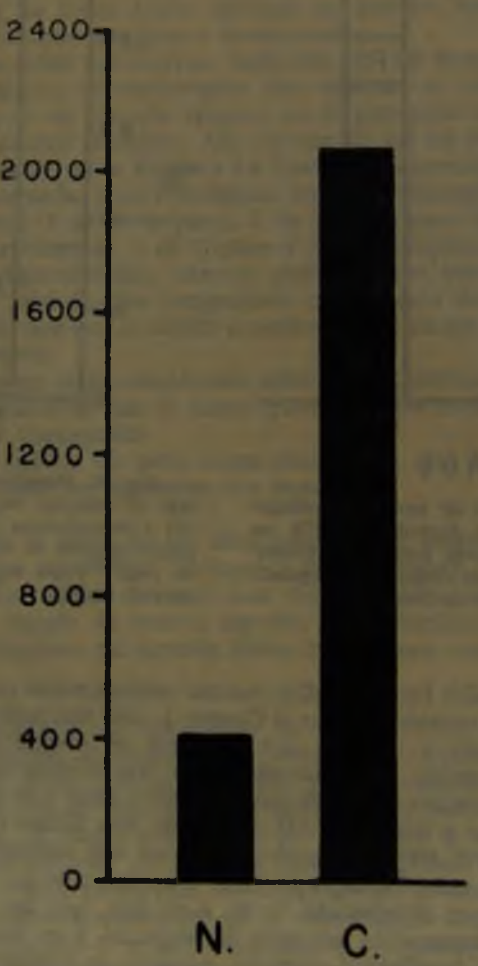


Fig. 17. Número medio de colonias de hongos por gramo de suelo seco en terrenos naturales desérticos (N.) y en terrenos cultivados (C.) con cinco años de riego.

el número de colonias de hongos por gramo de suelo seco aumenta en más de cinco veces en los terrenos regados. Sin duda, este incremento de la flora de hongos en los terrenos cultivados favorece la colonización por animales del suelo, algunos de los cuales son micetófagos; además, la actividad de los hongos es un elemento importante en el mejoramiento de la estructura del suelo y en la incorporación de substancias orgánicas. Sin embargo, las densidades de hongos en estos terrenos son muy inferiores a aquellas comprobadas por FRANZ & MEDINA (1968) en suelos áridos de otras regiones de Chile.

Consideramos que estas investigaciones deberían seguirse en los años venideros para estudiar los efectos de la irrigación a más largo plazo, pues de ninguna manera estas comunidades han llegado a un estado de equilibrio.

La importancia de estos estudios no solamente es de carácter aplicado en cuanto al uso y al manejo de los suelos en zonas áridas; situaciones de este tipo podrían permitir también enfocar experimentalmente el problema de la colonización, poniendo a prueba las pautas enunciadas para la biogeografía de las pequeñas islas (MACARTHUR & WILSON 1967).

CONCLUSIONES Y RESUMEN

Se ha estudiado la fauna de suelos desérticos en la provincia de Atacama (Chile) en condiciones naturales y después de algunos años de cultivos, en que se regó con aguas subterráneas. Los Invertebrados aerobiontes fueron extraídos de las muestras de suelo mediante aparatos de BERLESE-TULLGREN. Los resultados se expresan en individuos por 1000 cc de tierra, en número de especies y en diversidad específica. Esta se calculó de acuerdo a los índices de BRILLOUIN y de SHANNON.

En ninguna de las muestras de desierto se han encontrado animales propiamente del suelo. Los terrenos regados, circundados por amplias zonas desérticas, constituyen por lo tanto una "isla" que puede ser colonizada sólo por el aire (viento y aves) y por transporte indirecto por parte del hombre.

El número de individuos, el número de especies y la diversidad específica en los terrenos cultivados aumentan regularmente de acuerdo al número de años transcurridos desde el momento en que se iniciaron las prácticas de irrigación. La primera colonización parece realizarse en forma estocástica y la receptividad de estos suelos parece ser muy pequeña, pues la posibilidad de llegada de nuevas especies es mucho más elevada que el bajo número de éxitos en la colonización. Esta receptividad a la colonización es mayor en los terrenos que tienen o han tenido cultivos de alfalfa.

Durante los primeros tres años de irrigación, la fauna del suelo coloniza preferentemente las capas más profundas, con dominancia de especies saprófagas y fitófagas de Artrópodos. En los años siguientes, la proporción de depredadores aumenta fuertemente y todos los primeros 30 cm de suelo están poblados de una forma similar.

La característica estructural más original de estas comunidades de animales del suelo es la existencia simultánea de una baja diversidad específica por muestra y de una alta heterogeneidad intermuestras. Además, la densidad es extremadamente baja.

De acuerdo a los resultados de esta investigación, se recomienda el empleo

en zoología del suelo del índice de BRILLOUIN con preferencia al de SHANNON, a pesar de que este último había sido aplicado en investigaciones anteriores con mucha mayor frecuencia.

Resumiendo, las probabilidades de colonización por fauna del suelo en esta primera fase aquí estudiada (los primeros seis años) dependen primariamente del "tiempo de exposición" de los terrenos desde el comienzo de la irrigación; como factores secundarios, deben considerarse el mejoramiento de la estructura del suelo y el aumento del contenido de nitrógeno y de substancias orgánicas, la mayor densidad de la microflora (en particular de los hongos del suelo) y la presencia previa de otras especies animales que permite el establecimiento de niveles tróficos más avanzados. Por otra parte, las posibilidades de colonización exitosa están restringidas por la "resistencia" de estos ambientes, representada en este caso por la progresiva salinización del suelo, por la frecuencia de las interferencias agrícolas (como las araduras) y por la intensidad de las aplicaciones de pesticidas; este último es el factor que incide mayormente sobre la tasa de extinción de las nuevas especies que están llegando.

BIBLIOGRAFIA

CAMERON, R. E., G. B. BLANK, D. R. GENSEL & R. W. DAVIES

1965. Soil studies-desert microflora. X. Soil properties of samples from the Chile Atacama Desert. NASA, Space Progr. Summ. 37-35, *4*: 214-223.

CAMERON, R. E., D. R. GENSEL & G. B. BLANK

1966. Soil studies-desert microflora. XII. Abundance of microflora in soil samples from the Chile Atacama Desert. NASA, Space Progr. Summ. 37-38, *4*: 140-147.

CANCELA DA FONSECA, J. P.

1969. L'outil statistique en biologie du sol. VI. Théorie de l'information et diversité spécifique. Rev. Ecol. Biol. Sol. *6* (4): 533-553.

CASTRI, F. DI

1963. Estado biológico de los suelos naturales y cultivados de Chile Central. Bol. Prod. Anim. (Chile). *1* (2): 101-112.

1966. Consideraciones sobre el estado de disclímax en las zoocenosis edáficas. En: Progresos en biología del suelo. Actas del Primer Coloquio Latinoamericano de Biología del Suelo. Monografías I. UNESCO, Montevideo: 333-341.

1968. a. Esquisse écologique du Chili. En: C. Delamare Deboutteville & E. Rapoport (Ed.), Biologie de l'Amérique Australe. Vol. IV. CNRS, Paris: 7-52.

1968. b. Interferencias del hombre en los sistemas edáficos. II Coloquio Latinoamericano de Biología del Suelo, Santa María, Brasil. UNESCO: 1-20 (mimeografiado).

CASTRI, F. DI & V. ASTUDILLO

1966. Revisión crítica de las aplicaciones de la teoría de la información en zoología del suelo. En: Progresos en biología del suelo. Actas del Primer Coloquio Latinoamericano de Biología del Suelo. Monografías I. UNESCO, Montevideo: 313-331.

CASTRI, F. DI & R. COVARRUBIAS

1970. Diversidad biótica y afinidad de zoocenosis edáficas en terrenos intervenidos. Inv. Zool. Chilenas (en prensa).

CASTRI, F. DI & E. R. HAJEK
1970. Introducción a la bioclimatología de Chile. Impr. Univ. Austral, Valdivia (en prensa).

CASTRI, F. DI, V. ASTUDILLO & F. SÁIZ
1964. Aplicación de la teoría de la información al estudio de las biocenosis muscícolas. Bol. Prod. Anim. (Chile). *2* (2): 153-171.

CASTRI, F. DI, R. COVARRUBIAS & E. HAJEK
1970. a. Soil ecosystems in subantarctic regions. En: Ecology of the subarctic regions. Proceedings of the Helsinki symposium. Ecology and conservation I. UNESCO, Paris: 207-222.

CASTRI, F. DI, W. HERMOSILLA, R. COVARRUBIAS, F. SÁIZ & V. ASTUDILLO
1970. b. Densidad y diversidad biótica de la mesofauna edáfica en estepas altoandinas del Norte Grande de Chile. Inv. Zool. Chilenas (en prensa).

COMITÉ CHILENO PARA EL ESTUDIO DE LAS ZONAS ARIDAS
1963. Las zonas áridas de Chile (Provincias del Norte). Conferencia Latinoamericana para el Estudio de las Regiones Aridas, Buenos Aires. UNESCO: 1-99 (mimeografiado).

COVARRUBIAS, R., INÉS RUBIO & F. DI CASTRI
1964. Observaciones ecológico-cuantitativas sobre la fauna edáfica de zonas semiáridas del Norte de Chile (Provincias de Coquimbo y Aconcagua). Monografías sobre ecología y biogeografía de Chile. Bol. Prod. Anim. (Chile), Serie A, Nº 2: 1-109.
1970. Densidad edáfica en comunidades naturales e intervenidas del Norte Chico de Chile. Inv. Zool. Chilenas (en prensa).

EVENARI, M. & D. KOLLER
1956. Desert agriculture: problems and results in Israel. En: The future of arid lands. Amer. Ass. Adv. Sc.: 390-413.

FRANZ, GERTRUD & PAULINA MEDINA
1968. Caracterización microbiológica de algunos suelos naturales y cultivados de diferentes regiones ecológicas de Chile. En: Estudios sobre actividad de las poblaciones microbianas en suelos chilenos. Ministerio de Agricultura: 31-40 (mimeografiado).

FRIONI DE SANTIAGO, LILLIAN & R. SCHAEFER
1968. Actividades de las biocenosis microbianas de un suelo de zona árida (Oasis de Kharga, Egipto) y su dinámica ecológica en relación con una irrigación artesiana. II Coloquio Latinoamericano de Biología del Suelo, Santa María, Brasil. UNESCO: 1-29 (mimeografiado).

HAJEK, E., V. ASTUDILLO, F. DI CASTRI, R. COVARRUBIAS, INÉS RUBIO & F. SÁIZ
1967. Efectos microclimáticos sobre la diversidad de la mesofauna del suelo. Arch. Biol. Med. Exp. *4* (1-2): 210.

LLOYD, M., J. H. ZAR & J. R. KARR
1968. On the calculation of information-theoretical measures of diversity. Amer. Midland Natur. *79* (2): 257-272.

MACARTHUR, R. H. & E. O. WILSON
1967. The theory of island biogeography. Monographs in Population Biology 1. Princeton Univ. Press, Princeton, 203 p.

MEDINA, PAULINA

1968. Análisis cuantitativo micológico de dos suelos de la provincia de Atacama. En: Estudios sobre actividad de las poblaciones microbianas en suelos chilenos. Ministerio de Agricultura: 8-12 (mimeografiado).

PIELOU, E. C.

1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. J. Theoret. Biol. *13*: 131-144.

SASSON, A.

1967. Recherches écophysiologiques sur la flore bactérienne de sols de régions arides du Maroc. Trav. Inst. Sci. Chérif. Faculté Sciences. Ser. bot. biol. vég. Rabat. 232 p.

WHITE, G. F.

1960. Science and the future of arid lands. UNESCO, Paris, 96 p.